

SILVAN MINNIG¹ UND CHRISTOF ANGST²

Biber-Multikulti im Schweizer Mittelland

Ergebnisse des genetischen Monitorings für das zentrale Mittelland



Abb. 1: Adulter Biber (*Castor fiber ssp.*) mit Jungtier im Wasser unterwegs.

Einleitung

Um 1800 wurde der letzte Biber (*Castor fiber*, Linné 1726) in der Schweiz erlegt (Abb. 1). Zur gleichen Zeit stand der Biber in seinem ursprünglichen Verbreitungsgebiet fast überall vor der Ausrottung. Übermässige Jagd wegen seines wertvollen Fells, seinem Fleisch und dem Drüsensekret Bibergeil hat die Art fast ausgelöscht. Von den einst rund 100 Mio. Bibern haben gerade mal 1200 Tiere in isolierten Vorkommen in Europa und Asien überlebt. Individuen aus drei dieser Vorkommen wurden für die Wiederansiedlung in der Schweiz verwendet. Dieser Artikel behandelt die Ergebnisse zur genetischen Struktur der wiederangesiedelten Biberpopulation im zentralen Mittelland. Die Resultate dazu wurden in einem umfangreichen genetischen Monitoring der Schweizer Biberpopulation gesammelt und analysiert.

¹ Silvan Minnig, Genossenschaft umweltbildner.ch, Bern; silvan.minnig@umweltbildner.ch

² Christof Angst, Biberfachstelle CSCF, Neuchâtel; christof.angst@unine.ch

Isolierte Bibervorkommen in Eurasien

Die Biber überlebten die überstarke Bejagung nur in acht Regionen (Refugien) in Eurasien (Abb. 2). Fünf dieser Refugien befinden sich auf dem Europäischen Kontinent in Frankreich (n=30 (Anzahl überlebende Tiere)), Deutschland (n=200), Norwegen (n=60–120), Weissrusland (n < 300) und Russland (n=70) (HALLEY ET AL., 2012; BABIK ET AL., 2005, Abb. 2). Die anderen Refugien befinden sich östlich des Urals auf dem Asiatischen Kontinent (n=430–460).

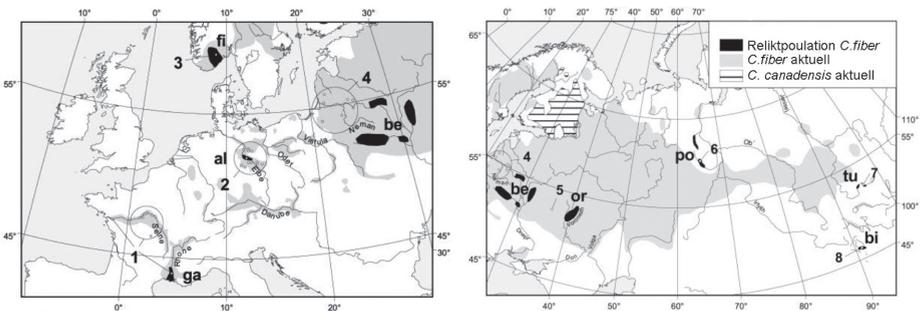


Abb. 2: Verbreitung des Eurasischen und des Kanadischen Bibers in Europa (BABIK ET AL., 2005). Die Gebiete, wo der Biber der Ausrottung entging (Refugien), sind schwarz gekennzeichnet und nummeriert. Dabei handelt es sich um die Reliktpopulationen des *C. fiber* in Eurasien, die einstmals als Unterarten beschrieben wurden. Heutige genetische Erkenntnisse gruppieren diese Populationen in eine westliche und östliche phylogenetische (stammesgeschichtliche) Linie, wobei die Namen der Reliktpopulationen beibehalten wurden (Details siehe Text). 1: *Castor fiber galliae*; 2: *Castor fiber albicus*; 3: *Castor fiber fiber*; 4: *Castor fiber belarusicus*; 5: *Castor fiber orientoeuropaeus*. Die Reliktpopulationen 6–8 (*C. f. pholei*; *C. f. tuvinicus*; *C. f. birulai*) spielten für Wiederansiedlungsprojekte in Europa keine Rolle. Dunkelgrau: Verbreitung des Europäischen Bibers; schwarz-weiß gestrichelt: *Castor canadensis* (Abb. aus BABIK ET AL., 2005).

Unterart-Beschreibung und Einteilung nach genetischen Kriterien

Früher wurde basierend auf morphologischen Unterschieden am Schädel je Refugiumsgebiet eine Unterart des Eurasischen Bibers beschrieben. Genetische Untersuchungen konnten diese Unterartbeschreibung nicht bestätigen (DUCROZ ET AL., 2005; BABIK ET AL., 2005; DURKA ET AL., 2005, HORN ET AL., 2011). Heute werden zwei phylogenetische Linien charakterisiert. Diese Linien fassen Biber mit gleicher Abstammung zusammen und gruppieren Populationen in einem Stammbaum nach ihrer genetischen Ähnlichkeit. Zu der westlichen Linie zählen die Tiere aus den drei Refugien in Frankreich, Deutschland und Norwegen. Die anderen fünf Refugien werden der östlichen Linie zugeteilt (HORN ET AL., 2011). Die «alten» Unterartbezeichnungen wurden beibehalten und werden hier für die Benennung der überlebenden Populationen (Refugiumspopulationen) in den jeweiligen Refugien verwendet.

Wiederansiedlungen in der Schweiz: Erste Ansiedlungsphase

Mehr als 150 Jahre nach seiner Ausrottung wurde der Biber in der Schweiz wieder angesiedelt. Im Rhone- und Rheineinzugsgebiet wurden zwischen 1956 und 1977 141 Tiere an 30 Standorten ausgesetzt (Abb. 4). Nur 10 Orte sind erfolgreich besiedelt worden, die übrigen wurden nicht angenommen. Zum Teil verschwanden die Tiere spurlos. 55 Tiere wurden tot aufgefunden. Ein Drittel aller Todesursachen ist unmittelbar auf menschliches Einwirken zurückzuführen, so dass maximal 82 Tiere überlebten (STOCKER, 1985).

Im westlichen Mittelland wurden jeweils kleine Gruppen von Bibern in den Kantonen Neuenburg (13 Tiere an 4 Stellen) und Freiburg (2 Tiere an einer Stelle) ausgesetzt. Diese stammten alle aus der Refugiumspopulation in Frankreich (*Castor fiber galliae*). Im Kanton Aargau wurden 56 Tiere an 18 Stellen angesiedelt. 52 Biber stammten aus der Refugiumspopulation der Region Telemark in Norwegen (*Castor fiber fiber*) und vier Tiere aus jener in Frankreich (*C. f. galliae*). Nach Angaben von STOCKER (1985) haben innerhalb der ersten 20 Jahre nach der Wiederansiedlung im Kanton Neuenburg 8 Tiere, im Kanton Freiburg keine und im Kanton Aargau deren 32 überlebt. Diese Tiere haben zwei regionale, jedoch voneinander getrennte Gründerpopulationen gebildet. Eine rund um den Neuenburgersee im westlichen Mittelland und eine entlang der Aare im Kanton Aargau im zentralen Mittelland. Im Kanton Waadt, an der Broye und Orbe, wurden weitere 17 Biber aus der Refugiumspopulation in Frankreich (*C. f. galliae*) ausgesetzt. 10 Tiere haben bis zur ersten Inventarisierung überlebt. Beide Flüsse entwässern in den Neuenburgersee.



Abb. 3: Biber leben in Familien und besetzen gemeinsam ein Revier. Die beiden Geschlechter sind vom Äusseren her nur schwer zu unterscheiden.

In den Kantonen Zürich und Thurgau wurden u.a. der Rhein ($n=3$ aus der Refugiumspopulation aus Russland; *C. f. orientoeuropaeus*) und die Nussbaumerseen an der Thur ($n=9$, *C. f. fiber*) bestockt (alle Angaben nach STOCKER, 1985, Abb. 2). Die in dieser Region angesiedelte Population entwickelte sich aus den 10 überlebenden Tieren (3 im Kanton Zürich, 7 im Kanton Thurgau). Die Vernetzung zur Gründerpopulation im Aargau ergibt sich über die Aare, die bei Koblenz in den Rhein entwässert. Mit all den bekannten Todesfällen ist im Rheineinzugsgebiet von einer Gründerpopulation von 60 Tieren auszugehen. Über das genaue Geschlechterverhältnis ist nichts bekannt (Abb. 3 und Abb. 4 sowie Tab. 1).

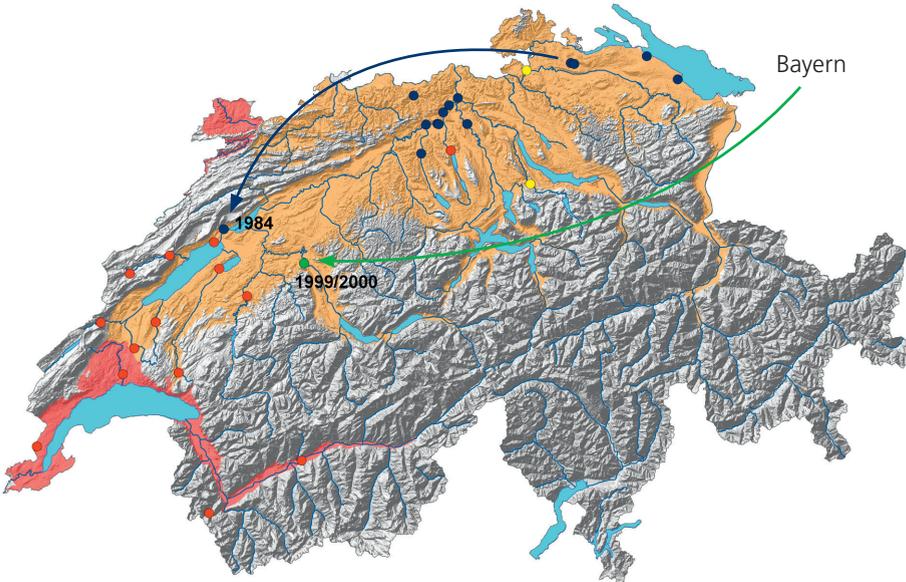


Abb. 4: Aussetzungsorte der 141 Biber in der Schweiz zwischen 1956 und 1977. Herkunft der Biber: rot: Frankreich, blau: Norwegen, gelb: Russland. Blauer Pfeil: Translokation (Umsiedlung) eines Biberpaars 1984 von den Nussbaumer Seen an die Alte Zihl (NE). Grüner Pfeil: Wildfänge aus Bayern, die 1999 und 2000 als Zooflüchtlinge aus dem Dählhölzli entkamen.

Zweite Aussetzungsphase

Nach der ersten Ansiedlungsphase bis 1978 wuchs insbesondere die Population in den Kantonen Zürich und Thurgau erfolgreich, wie das erste Inventar von STOCKER (1985) zeigt. Diejenige am Neuenburgersee tendierte jedoch wieder zu verschwinden. Daher wurden im Jahr 1984 zwei Tiere aus der Thurregion (entweder *C. f. fiber*- oder *C. f. orientoeuropaeus*-Individuen) vom Nussbaumersee an die Vielle Thielle im Kanton Neuenburg umgesiedelt. Dies stellt für die Gründerzeit die einzige dokumentierte Translokation (Umsiedlung) in der Schweiz dar. Weitere

«Neuzuzügler» kamen 1999 und 2000 im Kanton Bern dazu (5 Tiere in zwei Ereignissen). Diese Tiere stammen aus dem Tierpark Dählhölzli, wo sie während Hochwasserereignissen ausbüxen konnten. Bei den Dählhölzli-Bibern handelte es sich um Wildfänge aus Bayern (D). Es ist nicht bekannt, aus welcher Refugiumspopulation sie stammen oder ob sich Tiere verschiedener Herkunft untereinander vermischt haben. Denn im Bundesland Bayern wurden, wie in der Schweiz, Tiere aus verschiedenen Regionen Europas angesiedelt. Die Zooflüchtlinge liessen sich zuerst erfolgreich südlich der Stadt Bern, in der Raintalau bei Allmendingen bei Bern nieder. Nach dem Zusammenschluss der Population oberhalb und der Population aus der ersten Ansiedlungsphase unterhalb der Wohlenseestaumauer wurde das Aaretal schnell, erfolgreich und dicht besiedelt.

Insbesondere auch die Stadt Bern zeigt eine hohe Revierdichte, wie die Arbeit von CADUFF (2014) dokumentiert. Momentan kommen im Raum zwischen Wohlensee und Meiringen 37 Reviere mit geschätzten 183 Tieren vor (GERKE & ANGST, 2015). Die *Tabelle 1* auf der folgenden Seite fasst die zwei Wiederansiedlungsphasen zusammen.

Richtlinien der IUCN für Wiederansiedlungsprojekte

Die Richtlinien der IUCN (*International Union for Conservation of Nature* in IUCN, 2013) sehen verschiedene Monitoringaufgaben für wiederangesiedelte oder umgesiedelte Organismen vor. So werden u.a. veterinärmedizinische und genetische Langzeituntersuchungen empfohlen, um die Vitalität und das Wohlbefinden der angesiedelten Arten zu überwachen und Inzucht innerhalb einer Gruppe von Gründertieren aufzudecken. Deren Ergebnisse helfen nachfolgend dem Erfolg im Management einer Ansiedlung oder Translokation. Mit einem genetischen Monitoring wird bei einer angesiedelten Population u.a. die genetische Variabilität, die genetische Struktur innerhalb einer Population und der Inzuchtsgrad untersucht. Mit diesen Informationen können Ausbreitungsmuster erkannt und das Schicksal der wiederangesiedelten Tiere dokumentiert werden. Die Aussetzungen der Biber in der Schweiz erfolgten lange bevor die IUCN-Standards für Wiederansiedlungen erarbeitet wurden. Es versteht sich von selbst, dass in den Phasen der Wiederansiedlungen nicht alles so geplant wurde, wie man dies heute nach Standards der internationalen Naturschutzbehörde IUCN tun würde. Das Rad der Zeit lässt sich aber nicht zurückdrehen und so managen wir heute eine Biberpopulation im zentralen Mittelland, die sich aus Tieren beider Ansiedlungsphasen zusammensetzt.

Um einen Überblick zu erhalten, wie es den Schweizer Bibern «genetisch» geht, wurde zwischen 2014 und 2016 ein umfangreiches genetisches Monitoring durchgeführt (MINNIG, 2014). Die Resultate hieraus sind in diesem Artikel für das zentrale Mittelland aufbereitet und diskutiert. Jedes genetische Monitoring hat zudem die Zielsetzung, die Grunddaten aus Inventaren und anderweitigen Beobachtungsmeldungen, mit Ausbreitungs-, Vernetzungs- oder Barrieremustern zu ergänzen.

Gewässer	Kanton	Anzahl Wiederansiedlungsversuche	Gründerpopulation	Herkunft Gründertiere	Jahr(e) der Wiederansiedlung	Anzahl Gründertiere	Totfunde	verbleibende Anzahl Gründertiere	1. nat. Inventar: 1978 in Stocker (1985)	2. nat. Inventar: 1993 in Rahm und Bättig (1996)	3. nat. Inventar: 2008 in Angst (2010)
1. Ansiedlungsphase (1956–1977)											
Venoge	VD	2	ga	FR	1971–1975	5	1	4			pop
Areuse	NE	1	ga	FR	1962	2	1	1	ex		
Neuenburgersee	NE	2	ga	FR	1963–1964	11	4	7			pop
Broye/Biorde	VD	3	ga	FR	1972–1975	11	4	7			pop
Menthue	VD	1	ga	FR	1973–1974	2	0	2			pop
Orbe	VD	1	ga	FR	1973	6	3	3			pop
Talent	VD	1	ga	FR	1974	3	3	0	ex		
Sarine	FR	1	ga	FR	1974–1975	2	2	0	ex		
Frick	AG	3	fi	NO	1964–1965	7	4	3			
Aare Vogelsang	AG	2	fi	NO	1966–1968	26	9	17			pop
Aare Umiken	AG	1	fi	NO							pop
Aare Schinznach	AG	2	fi	NO						ex?	pop
Aare Auenstein	AG	1	fi	NO						ex?	pop
Aare Steinerkanal	AG	1	fi	NO						ex?	pop
Aare Aarau/ Biberstein	AG	1	fi	NO						ex?	pop
Aabach	AG	1	ga	FR	1965–1966	4	2	2	ex		
Reuss	AG	1	fi	NO	1968–1971	12	5	7			pop
Suhre	AG	2	fi	NO	1968–1969	7	4	3			pop
Sihl	ZH	3	or	RU	1975–1977	6	4	2			pop
Stichbach und Aach	TG	1	fi	NO	1966–1969	9	5	4	ex		
Nussbaumersee	TG	1	fi	NO	1968–1969	9	2	7			pop
Rhein	ZH	1	or	RU	1977	3	0	3			pop
Vieille Thielle	NE	1	fi	CH	1984	2	0	0			pop
2. Ansiedlungsphase (1999–2000)											
Aare	BE	1	ga	DE	1999	4	3	1			pop
Aare	BE	1	al	DE	2000	1	0	1			pop

Tabelle 1: In zwei Phasen wurden Biber im Mittelland angesiedelt. Für die wieder besiedelten Gewässer sind jeweils der Kanton und die Anzahl Ansiedlungsversuche angegeben. Herkunft der Tiere pro Refugiumspopulation: ga (Frankreich), fi (Norwegen), or (Russland) und al (Deutschland). Neben der Anzahl der angesiedelten Biber sind die Totfunde und die überlebenden Tiere angegeben. Für die drei Inventare 1978, 1993 und 2008: ex: Tiere verschwunden, pop: Populationsgründung. Grau: Für den Kanton Aargau sind die Details zu den Standorten angegeben, hier sind sie grösstenteils wieder erloschen (oder eine Besiedlung ist in den ersten zwei Inventaren nicht dokumentiert und mit ex? bezeichnet).

So behandelt dieser Artikel folgende Punkte:

- Verbreitung der Art- und Refugiumspopulationen. Mit der Artbestimmung konnte zudem untersucht werden, ob auch der gebietsfremde Kanadische Biber (*Castor canadensis*) vorkommt.
- Analyse der verschiedenen Genotypen und der genetischen Struktur der Population.
- Untersuchung der genetischen Inzucht der Biberpopulation des gesamten Mittellandes.

Für die bessere Lesbarkeit werden die Refugiumspopulationen *C. f. galliae* mit ga, *C. f. fiber* mit fi, *C. f. orientoeuropaeus* mit or und *C. f. albicus* mit al bezeichnet. Falls der Haplotyp einer Refugiumspopulation besprochen wird – Haplotypen kann es pro Refugiumspopulation mehrere geben – ist dieser etwa mit ga-1, al-1 oder Cf-5 angegeben.

Genotyp

Genetische Zusammensetzung eines Individuums; kann sich auf einen Locus, mehrere Loci oder Gene oder das ganze Genom eines Individuums beziehen (HOLDEREGGER & SEGELBACHER, 2016). Der Genotyp eines Individuums besteht hälftig aus einem mütterlichen und väterlichen Anteil.

Haplotyp

Dieser bezeichnet eine Reihung von Allelen in einem Chromosomen-Abschnitt. Neue Haplotypen entstehen durch zusätzliche Mutationen oder Rekombinationen (KIPPERS, 2006). Der Haplotyp im Mitochondrium eines Individuums wird nur mütterlicherseits vererbt.

Material und Methoden

Alle Details und Literaturangaben zu den Methoden sind dem Artikel von MINNIG ET AL. (2016) zu entnehmen. In diesem Artikel werden die einzelnen Methoden und teils die verwendeten Programme kurz benannt.

Proben

Insgesamt 160 Gewebe- oder Haarproben von tot aufgefundenen Bibern wurden im zentralen Mittelland untersucht. Die Proben stammen aus den Kantonen Bern (n=78), Aargau (n=46), Solothurn (n=24), Fribourg (n=7), Luzern (n=2) und Neuenburg (n=3). Sie wurden vom Fisch- und Wildtiermedizinischen Institut (FIWI) der Universität Bern zentral gesammelt und für diese Untersuchung bereitgestellt.

DNA-Extraktion

Die DNA wurde aus allen Gewebeproben wie Leber, Muskel, Milz und Zunge mit einem gängigen Extraktions-Kit extrahiert (Abb. 5a). Für die Extraktion der Gewebeproben wurde das Herstellerprotokoll leicht angepasst. Die Extraktion der DNA aus Haarproben erfolgte mit einer Methode, welche früher in der Kriminalistik für die Bearbeitung kleinster Haarproben verwendet wurde. Die DNA wurde anschliessend in ein Eppendorf-Röhrchen (2.5 ml) transferiert und im Kühlschrank aufbewahrt (Abb. 5b).



Abb. 5a: Zungengewebe einer Biber-Probe bei der Vorbereitung zur DNA-Extraktion.



Abb. 5b: Aufbewahrung der extrahierten DNA für die nachfolgenden Analysen.

Mitochondriale Kontrollregion – PCR

Für die Identifizierung der Art (*C. fiber* oder *C. canadensis*) und die Zugehörigkeit zu einer Refugiumspopulation wurde ein Markerabschnitt im Mitochondrium per PCR-Verfahren amplifiziert. Die Sequenz dieses DNA-Abschnittes ergibt den Haplotypen, also die Information, welcher Refugiumspopulation das untersuchte Individuum zugehört. Analysen mit diesem Marker sind in der genetischen Untersuchung von Säugetieren weit verbreitet. Der Haplotyp zeigt nur die genetische Information der Mutter an, da die Mitochondrien mit den Eizellen den Jungtieren weitergegeben werden.

Sequenzanalyse und Phylogenie

Die Marker-Sequenzen wurden mit den geeigneten Programmen analysiert und ein phylogenetischer Stammbaum erstellt. Die evolutionäre Beziehung der Proben aus der Schweiz wurde in den 26 bekannten *C. fiber*-Haplotypen (Stand 2016) und den drei *C. canadensi*-Haplotypen untersucht.

Mikrosatelliten – Amplifizierung

Mikrosatelliten sind nicht codierende Abschnitte auf der Zellkern-DNA (Nukleus= nDNA) und damit keine Gene. Sie bestehen aus sich wiederholenden Sequenzen zweier oder mehrerer Nucleotiden (Basen der DNA). Durch die Kodominanz bei der Vererbung wird sowohl der mütterliche als auch der väterliche Marker-Abschnitt (Allel) bei genetischen Untersuchungen analysiert. Mikrosatelliten entstehen durch Fehler (Mutation) bei der DNA-Replikation und sind sehr variabel. Dies begünstigt die sich wiederholende Struktur und die relativ kleine Grösse der sich wiederholenden Sequenzen (Beispiel aus Guanin und Cytosin -CACACA ... CA-). So wird durch Mutationen einmal ein Element (-CA-) weggelassen oder hinzugefügt, was zu einem messbaren Längenunterschied führt. Diese Unterschiede in den einzelnen Mikrosatelliten der Individuen dienen als Grundlage zur Untersuchung der Proben.

Mikrosatelliten – Genotypen-Vielfalt, genetische Struktur und räumliche Autokorrelation

Mit dem populationsgenetischen Programm STRUCTURE konnte die Anzahl Schweizer Populationen im Mittelland bestimmt und die genetische Struktur dieser Biberpopulation ermittelt werden. Dabei wurden die Schweizer Proben den Referenzproben, welche aus Frankreich (ga), Norwegen (fi) und Deutschland (al)) stammen, gegenübergestellt. Die Unterschiede in den Allelfrequenzen zwischen den Referenzproben sind in genetischen Clustern (Gruppen) zusammengefasst. Der Algorithmus untersucht, mit welcher Wahrscheinlichkeit der Genotyp eines Individuums zu einem oder mehreren dieser Gruppen gehört.

Zur Illustration der vorhandenen genetischen Unterschiede zwischen den Populationen wurde der Differenzierungsindex (F_{ST}) berechnet. Tendiert der Wert gegen 1, so sind grosse genetische Unterschiede zwischen den Populationen vorhanden und zwischen den Populationen scheint wenig genetischer Austausch zu sein. Tendiert der Wert gegen 0, so sind die Populationen in funktionierendem genetischem Austausch und die Unterschiede zwischen den Populationen sind gering.

Die Übereinstimmung der räumlichen Variablen (Autokorrelation) wurde berechnet. Nach dieser Methode kann die Korrelation der geografischen zur gene-

tischen Distanz ermittelt werden. Die räumliche Distanz basiert dabei auf der kürzesten Distanz entlang der Gewässer zwischen zwei Proben.

Resultate und Diskussion

Mitochondriale Kontrollregion

Aus allen 160 Proben konnte die mtDNA extrahiert werden. Insgesamt 64 ga-1-Individuen der Refugiumspopulation aus Frankreich, 95 fi-1-Individuen derjenigen aus Norwegen und 1 Cf-5-Individuum aus der Refugiumspopulation aus Deutschland wurden gefunden. Alle Proben stammen vom Eurasischen Biber, keine vom Kanadischen.

Beim phylogenetischen Vergleich wird klar, dass momentan nur Tiere aus der westlichen phylogenetischen Linie vorkommen. Sowohl im Mittelland als auch im gesamten Einzugsgebiet des Rheins sind keine Tiere der Refugiumspopulation aus Russland auffindbar. Entweder war der Umfang der Proben zu klein oder in der Schweiz kommen keine Tiere aus dieser Refugiumspopulation mehr vor (Abb. 6).



Abb. 6: Der phylogenetische Stammbaum ordnet alle 160 Proben aus dem Mittelland der westlichen Gruppe der Refugien aus Frankreich (ga-1=rot), Deutschland (Cf-5=grün) und Norwegen (fi-1=blau) zu. Kein Haplotyp entspricht einem der drei Varianten des *C. f. orientoeuropaeus* (in-1 bis in-3) der östlichen Gruppe oder des Kanadischen Bibers (*C. canadensis*).

Zwei Muster sind innerhalb der Biber-Population im Mittelland zu erkennen. Dasjenige der erfolgreichen Translokation aus dem Jahr 1984 und jenes der gelungenen Wiederbesiedlung des Aaretals durch die Zooflüchtlinge aus dem Dählhölzli. Die umgesiedelten Tiere aus den Nussbaumerseen konnten sich mit den am Neuenburgersee angesiedelten Tieren erfolgreich vermehren und ausbreiten. Diese erfolgreiche Hybridisierung hat die damals noch schwache Population in der Region Neuenburgersee gestärkt. *C. f. fiber* ist in dieser Region heute stark vertreten. Auch kommen heute an der Aare südlich von Bern die zwei Haplotypen der Refugiumspopulationen *C. f. galliae* und *C. f. albicus* vor. Beide Haplotypen stammen von den entkommenen Dählhölzli-Tieren. Da die Wohlensee-Staumauer keine Barriere mehr für eine Flussaufwärtswanderung darstellt, ist es nur eine Frage der Zeit, bis sich auch *C. f. fiber*-Haplotypen in der Region südlich von Bern finden werden. Wir vermuten, dass schon jetzt Tiere mit diesem Haplotypen vorkommen und nur aufgrund des kleinen Probensets nicht gefunden wurden. Um die Jahrtausendwende breiteten sich Biber sowohl aus dem Seeland entlang der Aare flussabwärts, als auch aus den Kantonen Thurgau und Zürich über die Rhein-Aare-Achse flussaufwärts, in die Kantone Aargau und Bern aus. Heute sind der Kanton Aargau und die angrenzenden Gebiete die neue Hybridisierungszone, wo sich Tiere aus der westlichen und östlichen Mittelland-Population treffen und erfolgreich vermehren.

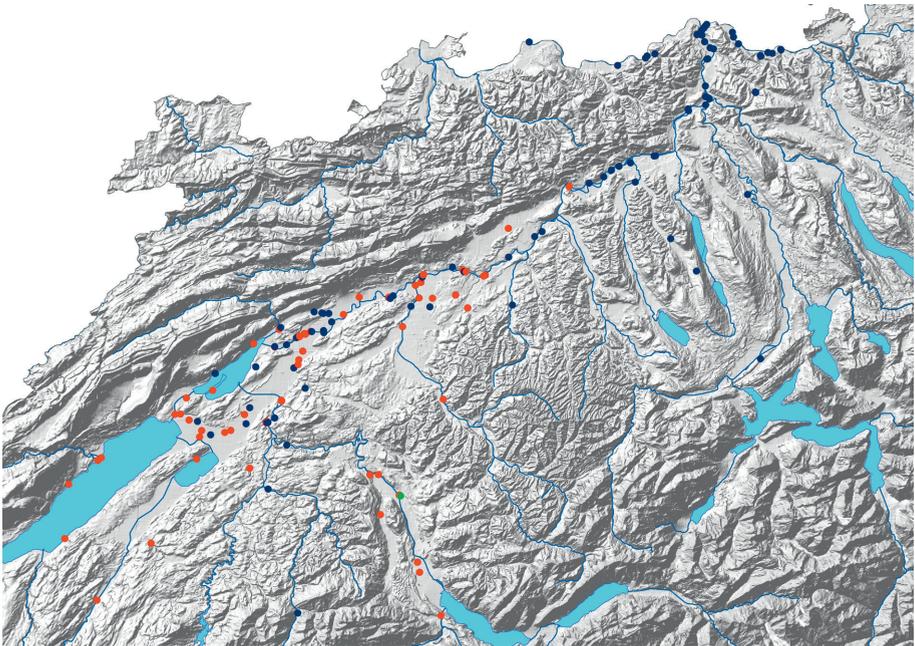


Abb. 7: Verteilung der Haplotypen im zentralen Mittelland. Rot: *C. f. galliae*; blau: *C. f. fiber*; grün: *C. f. albicus*.

Ähnliches gilt für den Kanton Bern, welchen Tiere aus der Dreiseenregion in den 1970er-Jahren über den Hagneckkanal und über die Alte Aare besiedelten. Insbesondere die Region südlich von Bern wurde zuerst von den Zooflüchtlingen und später von Tieren der Niederriedregion besiedelt (*Abb. 7*).

Nukleare Markersets

Aus allen 160 Proben konnten die Marker für die Zellkern-DNA (nDNA) amplifiziert und analysiert werden. Es wurden Mikrosatelliten mit nur einem oder mehreren Allelen gefunden. Allele sind unterschiedliche Varianten des untersuchten genetischen Abschnitts. Der Differenzierungsindex F_{ST} zwischen den Populationen ga und fi in der Schweiz liegt bei 0.074. Trotz der wenigen Gründertiere scheinen sich die beiden Populationen ga und fi gut zu durchmischen.

Marker	Pop	N	Na	Ne	HWE
Cca13	fi	95	3	1.569	***
	ga	64	3	1.773	***
Cca18	fi	95	2	1.870	ns
	ga	64	2	1.280	ns
Cca19	fi	94	3	1.885	***
	ga	61	3	1.780	***
Cca20	fi	95	2	1.840	***
	ga	64	2	1.479	ns
Cca56	fi	93	6	2.900	***
	ga	64	3	1.768	ns
Cca62	fi	84	3	1.567	***
	ga	59	3	1.108	ns
Cca92	fi	95	2	1.088	*
	ga	64	2	1.580	*

Tabelle 2: Diversität der Mikrosatelliten mit mehr als einem Allel pro Marker. Für jeden Marker wird der Ursprung der ga- oder fi-Population angegeben (Einteilung gemäss Bestimmung des Haplotypen). Pop: Zugehörigkeit zu fi- oder ga-Population; N: Anzahl Individuen; Na: Anzahl beobachteter Allele pro Mikrosatellit; Ne: Anzahl effektiver Allele per Mikrosatellit. HWE: befindet sich der Marker im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht oder weicht er signifikant davon ab (***=signifikant, ns=nicht signifikant).

Genetische Strukturanalyse

Die Zuteilungen der Individuen der Testpopulation (Proben aus dem zentralen Mittelland des Rhein-Einzugsgebiets, $n=160$) basieren auf den Allelfrequenzen der Referenzpopulationen aus Deutschland ($n=12$), Frankreich ($n=10$) und Norwegen ($n=9$). Alle in dieser Studie untersuchten Biber gehören drei Gruppen, respektive drei Populationen an. Diejenigen Tiere, welche den ga-Gründertieren (aus Frankreich, $n=64$, blau in *Abb. 8*) zugeordnet werden und jene, welche von den fi-Gründertieren stammen (aus Norwegen, $n=33$, rot in *Abb. 8*). Einem Nachkommen im Kanton Aargau wurde ein *C. f. albicus*-Anteil im Genotyp zugesprochen (aus Deutschland, $n=1$, grün in *Abb. 8*). Dies ist als Artefakt zu betrachten, zumal der Algorithmus die Referenzproben schon nicht eindeutig erkannt hat (Referenzproben 1 (Deutschland) und 2 (Norwegen), *Abb. 8*). Zudem stammt die

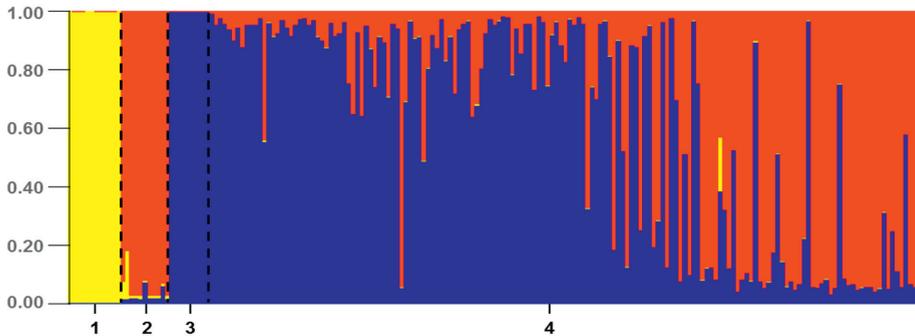


Abb. 8: Insgesamt wurden Allelfrequenzen der drei Referenzgruppen aus Deutschland, Norwegen und Frankreich mit den Genotypen aus der Schweiz verglichen. Die Schweizer Genotypen sind nach ihren Fundorten in Ost-West Richtung angeordnet. Die Individuen wurden nach ihrer X-Koordinate beim Fundort geordnet, von der kleinsten zur grössten. Die biologische Interpretation dieser Abbildung mit zwei vorkommenden und sich mischenden Populationen ist in dieser genetischen Struktur gegeben. Von insgesamt vier im Mittelland wieder angesiedelten Refugiumspopulationen sind deren zwei wieder auffindbar. Die CH-Population im Mittelland besteht aus Individuen der fi- und der ga-Untergruppe, und aus Hybriden dieser beiden. Kein Individuum konnte als *C. f. albicus* (al) interpretiert werden, oder als Mischling mit diesem (das Individuum aus der Region Aargau, welches teils der *C. f. albicus*-Gruppe zugeordnet wird, wird im Text diskutiert). Es kann eine Zone der Introgression und eine Hybridzone erkannt werden. 1 = Referenzproben aus Deutschland (al), 2 = Referenzproben aus Norwegen (fi), 3 = Referenzproben aus Frankreich (ga), 4 = Proben aus dem Mittelland.

Probe aus der Stadt Aarau (2007) und ist somit zu weit vom Ansiedlungsort beim Dählhölzli in Bern entfernt.

Insgesamt unterscheiden wir somit im zentralen Mittelland zwei Populationen (ga- und fi-Individuen und deren Hybride). Tiere aus der «Kontaktzone» zeigen gemischte Cluster auf und können als Hybrid-Individuen (insg. $n=2$) erkannt werden. Eine Zone der Introgression (Vermischung der verschiedenen Populationen) wird ebenfalls sichtbar.³

Insgesamt 35 Hybrid- Individuen können den ga-Bibern, 27 den fi-Bibern zugeteilt werden. Hierbei ist der Haplotyp nicht immer auch hinweisend auf den Genotypen. Eine Paarung von einem ga-Tier mit einem fi-Tier öffnet den Weg in zwei Richtungen. Entweder verpaart sich ein Nachkomme wieder mit einem ga-Tier, so entsteht ein Hybrid-ga-Nachkomme. Verpaart er sich mit einem fi-Biber, so entsteht ein Hybrid-fi-Nachkomme. Durch diese einfache Analyse der Nachkommen wird ersichtlich, dass die Population im Seeland mehrheitlich aus ga-Individuen besteht, obwohl viele fi-Haplotypen nachweisbar sind (Abb. 9).

³ In der Hybridzone sind die beiden Populationen in genetischem Austausch, innerhalb der Introgressionszone ist ein genetischer Austausch «nur» in einer Population möglich, da die anderen potentiellen Partner der zweiten Population räumlich nicht vorhanden sind.

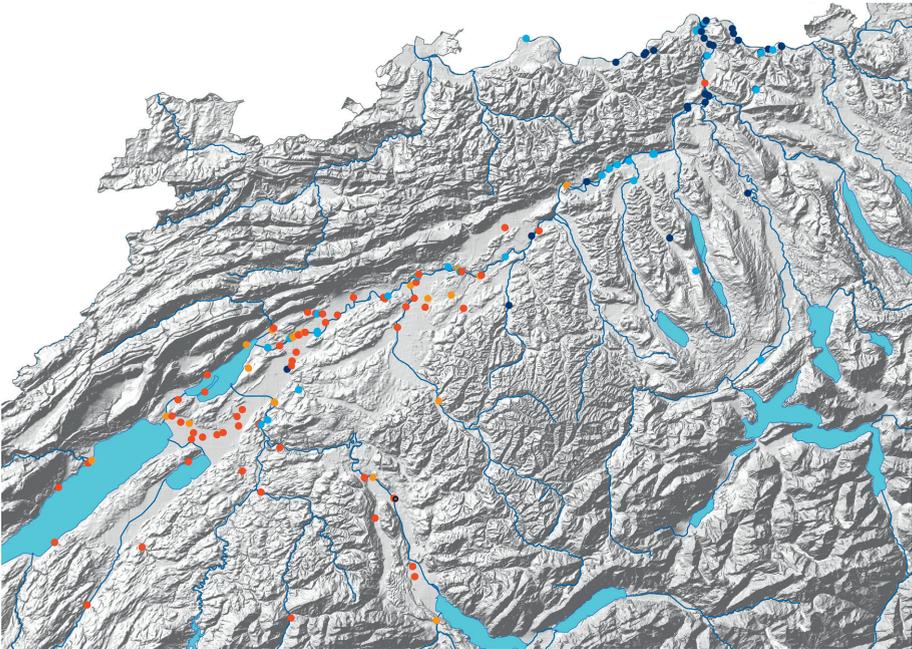


Abb. 9: Verteilung der Genotypen im Mittelland. Rot: *C. f. galliae*; blau: *C. f. fiber*; orange und hellblau: deren genetisch vermischte Nachkommen.

Die fi-Haplotypen wurden bei der Translokation im Jahr 1984 von den Nussbauernseen aus dem Kanton Thurgau umgesiedelt und konnten sich anschliessend erfolgreich vermehren. Da in dieser Region jedoch nur ga-Tiere aus Frankreich freigelassen wurden, konnten sie sich auch nur mit diesen verpaaren. So entstand die Introgressionzone. An der Aare unterhalb von Solothurn kann die Hybrid-Generation mehrheitlich den fi-Bibern zugeteilt werden. Hier befindet sich die eigentliche Kontaktzone der Biberpopulationen im zentralen Mittelland. Diese Kontaktzone ist zugleich auch jene der Schweizerischen Gesamtpopulation.

Allgemein zeigen die Biber im Mittelland eine geringe genetische Variabilität. Dies kann direkt auf die Ansiedlungsphase zurückgeführt werden, da im zentralen Mittelland nur sehr wenige Tiere aus bloss zwei Regionen angesiedelt wurden. Diese beiden Refugiumspopulationen wurden seinerzeit überaus stark dezimiert. Dies zeigt sich daran, dass bis heute nur je ein Haplotyp in den zwei Refugien gefunden wurde. Vermutlich überlebten nur Tiere einer Population (ga1-Tiere in Frankreich und fi1-Tiere in Norwegen). In allen anderen Refugiumspopulationen, in welchen eine grössere Anzahl Tiere die Fastausrottung überlebten, konnten jeweils mehrere Haplotypen und somit auch eine grössere genetische Vielfalt erhalten bleiben, wie die Studie von BIEDRZYCKA ET AL. (2014) über die genetische Struktur der Populationen in Polen bekräftigt. Hier zeigen die Populationen ver-

Introgression

Die Introgressionszone zeigt viele Tiere mit dem Haplotypen der Refugiumspopulation *C. f. fiber*, welche jedoch durch wiederholte Kreuzung mit Tieren der Refugiumspopulation *C. f. galliae* letzteren Genotypen in sich tragen. Der mitochondriale Haplotyp wird nur von der Mutter vererbt. Der Genotyp wird je zur Hälfte von beiden Elternteilen an die nächste Generation weitergegeben. Mit der Eizelle werden die Mitochondrien und der Zellkern, meiotisch bedingt mit einem halben Chromosomensatz, an die nächste Generation weitergegeben. Von der Samenzelle selber stammt «nur» die zweite Hälfte des Genoms. Nur weibliche Träger eines bestimmten Haplotypen geben diesen somit an ihren Nachwuchs weiter, auch wenn der männliche Partner Träger eines anderen Haplotypen ist. Der Haplotyp zeigt also nur die mütterliche Vererbungslinie auf. So konnte sich das *C. f. galliae* Genom in der Zeit der Isolation auf die Tiere mit dem *C. f. fiber* Haplotypen verschieben. Erst durch die Emigration und die Immigration von Tieren wird der Effekt der Introgression vermindert und stellt den Beginn einer neuen «Hybridisierungsphase» in der Dreiseenregion dar. Dies kann momentan beobachtet werden.

schiedenen Ursprung (jeweils Tiere aus der westlichen und östlichen phylogenetischen Linie treffen sich hier) und haben im Vergleich zum Mittelland eine grössere Haplotypenvielfalt und auch eine höhere genetische Variabilität. Polen kann als Hybridisierungszone der beiden phylogenetischen Linien betrachtet werden, in welchem Tiere angesiedelt wurden und Tiere aus Westen (Deutschland) und Osten (Weissrussland) einwandern können.

Räumlich-genetische Ähnlichkeit

Biber innerhalb einer Gewässerdistanz von 50 km sind Cousins/Cousinen ersten Grades ($r=0.25$; Abb. 10). Erst nach 150 km gewässerbasierter Distanz tendiert der r -Wert gegen null und wird dann negativ, was keine gegenseitige Verwandtschaft anzeigt. Angegeben wird im untenstehenden Korrelogram der r -Koeffizient, dieser gibt die Ähnlichkeit zwischen allen Genotyphen der jeweiligen Distanzklasse an. Interpretiert werden kann der Verwandtschaftsgrad zwischen den einzelnen Proben mit $RI=0.5$ als Eltern-Kinder Beziehung, mit $RI=0.25$ als Halbgeschwister und $RI=0.125$ als Cousins ersten Grades angegeben. Der r -Wert wird gleich dem RI -Wert interpretiert (siehe Abschnitt Methoden).

Dieser r -Wert zeigt in den ersten 50 km einen hohen Verwandtschafts- und auch Inzuchtgrad an. Diese weiträumige genetische Ähnlichkeit wird für das zukünftige genetische Bibermanagement von Bedeutung sein.

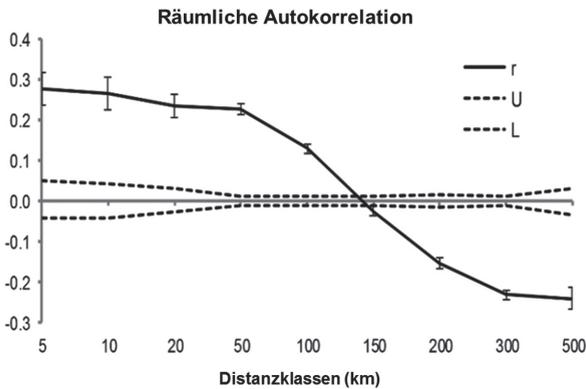


Abb. 10: Das Korrelogramm der räumlichen Autokorrelation zeigt die paarweise genetische Verwandtschaft, in jeweils neun Distanzklassen zusammengefasst. Ein RI-Wert wurde für neun Distanzklassen (5 km, 10 km, 20 km, 50 km, 100 km, 150 km, 200 km, 300 km, und 500 km) berechnet. U und L: Oberes und unteres Konfidenzintervall für die Nullhypothese, dass keine Autokorrelation zwischen den Genotypen innerhalb einer Distanzklasse vorkommt ($r=0$).

IUCN-Richtlinien für Wiederansiedlungen

Die Darstellung der obigen Resultate leitet über zur Diskussion der IUCN-Richtlinien (IUCN (*International Union for Conservation of Nature* in IUCN, 2013)), welche bei Wiederansiedlungen und Translokationen zu beachten sind. Bei einer Ansiedlung soll der genetischen «Ausstattung» der Gründertiere, neben vielen anderen Faktoren, besonderes Augenmerk zukommen. So sollen z.B. nur Tiere angesiedelt werden, welche nicht zu nahe miteinander oder zu weit voneinander verwandt sind. Dies verhindert genetische Verarmungsprozesse wie In- und Auszuchtdepression, welche nach der Wiederansiedlung eintreten können. Bei jeder Ansiedlung tritt ein genetischer «Flaschenhalseffekt», bedingt durch die geringe Anzahl Gründertiere, ein. Die neu angesiedelte Population läuft Gefahr, durch genetische «Vererbungsbarrieren», genetische Drift und genetische Inzucht wieder zu verschwinden. Somit kann ohne anthropogenes Zutun eine «isolierte» Population mit hoher genetischer Ähnlichkeit auch wieder aussterben, falls keine natürliche Einwanderung von Tieren ausserhalb der Population möglich ist.

Die Biber im Mittelland sind Nachfahren der angesiedelten Individuen im Dreiseenland und einzelner Tiere aus dem Dählhölzli. Eine Vermischung zwischen dem Rhone- und dem Rheineinzugsgebiet konnte mit dem genetischen Monitoring nicht festgestellt werden (MINNIG, 2014; MINNIG ET AL., 2016). Auch besiedelten Biber der Schweiz das angrenzende Bundesland Baden-Württemberg (ANGST, 2010). Somit zeigt die Population im Mittelland eine gewisse Isolation auf. Können in naher Zukunft nicht Biber von aussen in die Population einwandern und sich erfolgreich vermehren, werden die Individuen der Population einander immer ähnlicher. Dies könnte z.B. durch die Einwanderung einzelner Individuen aus dem Bundesland Bayern über den Bodensee abgeschwächt werden. Hinweise, dass dies schon geschehen ist, konnte mit dem genetischen Monitoring nicht nachgewiesen werden (MINNIG, 2014; MINNIG ET AL., 2016). Eine genetische Inzucht einer Population muss jedoch noch keine Inzuchtdepression anzeigen. Erst wenn phänotypische Probleme vermehrt auftreten würden, welche auf genetische Inzucht

zurückzuführen sind, kann es für die Population im Mittelland zu einem ernsthaften Problem werden. Bisherigen veterinärmedizinischen Untersuchungen am Zentrum für Fisch- und Wildtiermedizin FIWI an der Universität Bern geben jedoch keinen Hinweis auf genetische Probleme der Schweizer Biber.

Sollte dies jedoch einmal eintreten oder neue Krankheitserreger dazukommen, wäre ein weiterer Schritt beim Management angezeigt: Derjenige der Blutauffrischung durch neuen Tiere im Mittelland nach den IUCN-Richtlinien. Heute lebt im Mittelland trotz dieses Befundes eine prosperierende und mehrheitlich gesunde Biberpopulation, die sich weiter in noch unbesiedelte Bachläufe ausbreiten kann. Damit dies längerfristig so bleibt, ist eine weitere genetische Momentaufnahme in ein paar Jahren zu wiederholen und deren Ergebnisse untereinander zu vergleichen.

Dank

Wir danken allen Jagdverwaltern, Wildhütern und weiteren Personen, die die toten Biber gesammelt und ans Zentrum für Fisch- und Wildtiermedizin FIWI der Universität Bern gesendet haben. Dem FIWI danken wir für das Archivieren und das Bereitstellen aller Proben. Ein besonderer Dank geht an Gwenaël Jacob (Universität Fribourg), der das genetische Monitoring wissenschaftlich begleitet hat.

Literatur

- Alle Literaturangaben zu den Methoden und den verwendeten Programmen sind dem Artikel MINNIG, S., ANGST, CH., UND JACOB, G., 2016: *Genetic monitoring of Eurasian beaver (Castor fiber) in Switzerland and implications for the management of the species* zu entnehmen.
- ANGST, C., 2010: Mit dem Biber leben. Bestandserhebung 2008; Perspektiven für den Umgang mit dem Biber in der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Bern, und Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg, Umwelt-Wissen Nr. 1008: 156 S.
- BABIK, W.; DURKA, W., AND RADWAN, J., 2005: Sequence diversity of the MHC DRB gene in the Eurasian beaver (*Castor fiber*). *Molecular Ecology* 14: 4249–4257.
- BIEDRZYCKA, A.; KONIOR, B.; BABIK, W. ET AL., 2014: Admixture of two phylogeographic lineages of the Eurasian beaver in Poland. *Mammalian Biology* 79: 287–296.
- CADUFF, M., 2014: Wird aus Bern Bibern? Naturforschende Gesellschaft Bern, Band 17: S. 129–149.
- DUCROZ, J.F.; STUBBE, M.; SAVEJJEV, A.P. ET AL., 2005: Genetic variation and population structure of the Eurasian beaver *Castor fiber* in Eastern Europe and Asia. *Journal of Mammalogy* 491(86): 1059–1067.
- DURKA, W.; BABIK, W.; DUCROZ, J.F. ET AL., 2005: Mitochondrial phylogeography of the Eurasian beaver *Castor fiber* L. *Molecular Ecology* 14: 3843–3856.
- GERKE, D., UND C., ANGST, 2015: Der Biber im Kanton Bern: Bestand und Verbreitung im Winter 2015 und Bestandesentwicklung seit 2008. Bericht im Auftrag des Jagdinspektorates des Kantons Bern: 21 S.
- HALLEY, D., ROSELL, F., AND SAVEJJEV, A., 2012: Population and Distribution of Eurasian Beaver (*Castor fiber*). *Baltic Forestry* 18(1): 168–175.

- HOLDEREGGER & SEGELBACHER, 2016: Naturschutzgenetik, Ein Handbuch für die Praxis, Hauptverlag, Bern. S. 247.
- HORN, S.; DURKA, W.; WOLF, R. ET AL., 2011: Mitochondrial Genomes Reveal Slow Rates of Molecular Evolution and the Timing of Speciation in Beavers (*Castor*), One of the Largest Rodent Species. PLoS ONE 6: e14622.
- HORN, S.; PROST, S.; STILLER, M. ET AL., 2014: Ancient mitochondrial DNA and the genetic history of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Europe. Molecular Ecology 23: 1717–1729.
- IUCN/SSC, 2013: Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Gland, Switzerland: IUCN Species Survival Commission. viiii + 57 pp.
- KNIPPERS, R., 2006: Molekulare Genetik, 9., komplett überarbeitete Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. S. 576.
- MINNIG, S., 2014: Genetic monitoring of Eurasian Beaver (*Castor fiber*) in Switzerland, Master Thesis, Universität Fribourg. 48 S.
- MINNIG, S., ANGST, C., & JACOB, G., 2016: Genetic monitoring of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Switzerland and implications for the management of the species. Russian J. Theriol. 15(1): 20–27.
- PRITCHARD, J., K.; STEPHENS, M., AND DONNELLY, P., 2000: Inference of Population Structure using multilocus Genotype Data. Genetics 155: 945–959.
- RAHM UND BÄTTIG, 1996: Der Biber in der Schweiz – Bestand, Gefährdung. Schutz Wildtiere Schriftenreihe Umwelt Bericht Nr. 249.
- STOCKER, G., 1985: Biber *Castor fiber* L. in der Schweiz. Probleme der Wiedereinbürgerung aus biologischer und ökologischer Sicht. Birmensdorf: Eidgenössische Anstalt für forstliche Versuchswesen. Bericht No.274. 149 S.